Étude morphologique et structurale des écailles de *Tetragonurus cuvieri* (Tetragonuridae) et de *Cleidopus gloriamaris* (Monocentridae)

par

François J. MEUNIER (1) (2) & Frédéric SAUR (1)

RÉSUMÉ. - Le champ postérieur, ou champ recouvrant, des écailles de *Tetragonurus cuvieri*, beaucoup plus étendu que le champ recouvert, présente des crêtes antéropostérieures parallèles entre elles et parfaitement alignées d'une écaille à la suivante. Ces crêtes jouent probablement un rôle important dans la régularisation de l'écoulement de l'eau sur la peau et la diminution des forces de frottement pendant la nage. La plaque basale des écailles, constituée de strates de fibrilles de collagène formant un contreplaqué de type orthogonal, se minéralise sur une faible épaisseur au moyen de corpuscules de Mandl. Elle est par ailleurs traversée par des canaux vasculaires dont les parois sont également minéralisées. Ce sont donc des écailles typiquement élasmoïdes de nature cténoïde. Les écailles du poisson ananas, *Cleidopus gloriamaris* (Monocentridae), sont très dérivées par rapport à une écaille élasmoïde type. La couche superficielle est très épaisse et formée d'os acellulaire vascularisé et remanié. La plaque basale, également épaisse, a développé d'importants secteurs d'os fibreux acellulaire et avasculaire aux dépens de l'isopédine. Celle-ci est réduite au coeur de l'écaille à quelques amas stratifiés et incomplètement minéralisés; cette minéralisation fait intervenir des corpuscules de Mandl. Les écailles de *C. gloriamaris* apparaissent nettement plus dérivées que celles de *T. cuvieri*.

ABSTRACT. - Morphological and structural study of the scales of *Tetragonurus cuvieri* (Tetragonuridae) and *Cleidopus gloriamaris* (Monocentridae).

The regular diamond-shaped scales of *Tetragonurus cuvieri* have antero-posterior ridges at the surface of the posterior field. These longitudinal ridges are perfectly aligned and they fit into each other from one scale to the other, giving certain stiffness to the skin. The posterior field of the scales, that also shows some openings between the ridges, is more spread than the anterior one. These ridges probably have an important function in regularising the water flow in the boundary layer and to decrease the frictional drag during swimming. The basal plate of the scales is constituted of strata of collagen fibres that form an orthogonal plywood-like network that partly mineralizes owing to Mandl' corpuscles. The basal plate is typically formed of isopedine. Moreover, the scales are crossed by transversal vascular canals that open onto the posterior field. The walls of these vascular canals are mineralized in the basal plate. The scales of *T. cuvieri* are elasmoid scales, more precisely a variety of ctenoid scales. The thick scales of *Cleidopus gloriamaris* (Monocentridae) show peculiar morphological and histological features that characterize them as derived elasmoid scales. The superficial layer is thick, vascularised and composed of superimposed thin layers of acellular bone that is subjected to remodelling. The basal plate is thick, and composed of a fibrous acellular and avascular bone in place of the incompletely mineralized isopedine found in typical elasmoid scales. However, in the centre of basal plate patches of unmineralized isopedine are still visible but reduced to a few layers; these patches are mineralized at the vicinity of the surrounding bone by means of small Mandl' corpuscles. The scales of *C. gloriamaris* look more derived than that of *T. cuvieri*.

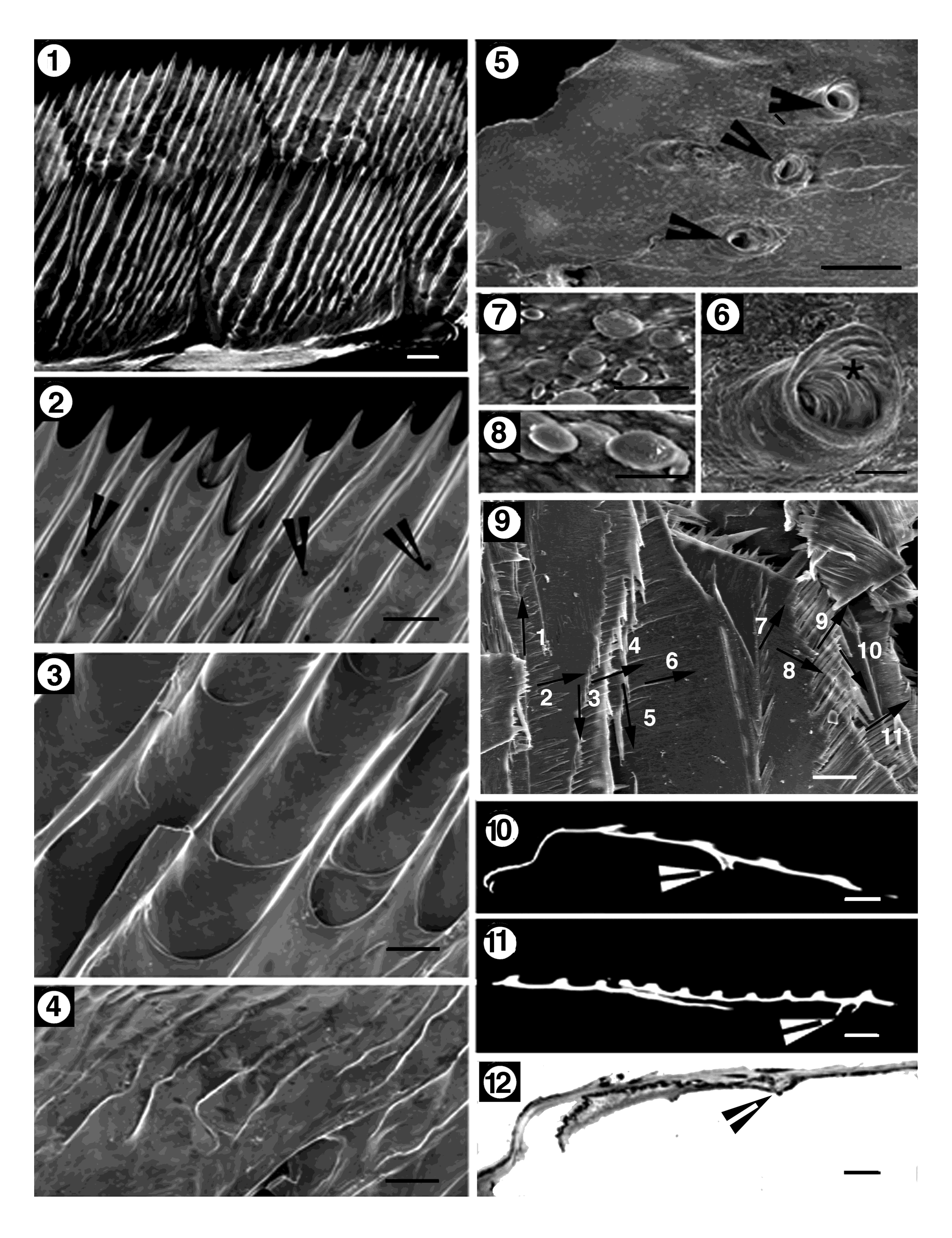
Key words. - *Tetragonurus cuvieri* - *Cleidopus gloriamaris* - Scales - Structure - Mineralization.

Chez les ostéichthyens actuels, on distingue trois grands types de structures dans le dermosquelette écailleux, les écailles ganoïdes, les écailles élasmoïdes et les scutes. Les premières sont présentes chez les Polypteridae et les Lepisosteidae. Les deuxièmes sont caractéristiques d'une majorité de téléostéens et présentent une grande variété de formes (écailles cycloïdes, cténoïdes et ostéoglossoïdes). Cette variabilité peut être le résultat de diverses spécialisations qui, dans certains cas, masquent la structure de base. Les troisièmes regroupent des formations de structure histologique très différente comme les plaques dermiques des siluriformes cuirassés (Sire et Meunier, 1993 ; Sire *et al.*, 1993) ou les scutes des Macrorhamphosidae (Fédrigo *et al.*, 1996) et des poissons coffre (Meunier et Francillon-Vieillot, 1995).

Les écailles élasmoïdes des téléostéens montrent une organisation similaire avec une couche superficielle ou couche externe reposant sur une plaque basale constituée de strates superposées de fibres de collagène formant un réseau plus ou moins complexe, l'isopédine (Meunier, 1987) ou élasmodine (Schultze, 1996). La minéralisation de l'isopédine s'effectue par la mise en place et la fusion de corpuscules de Mandl (Schönbörner *et al.*, 1981; Zylberberg *et al.*, 1992)

(1) UMR CNRS 5178-Biodiversité et dynamique des communautés aquatiques, Département des milieux et peuplements aquatiques, CP 26, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris CEDEX 05, FRANCE. [meunier@mnhn.fr]

(2) UMR CNRS 7179, Case 7077, Université P. & M. Curie-Paris 6, 2 place Jussieu, 75251 Paris CEDEX 05, FRANCE.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
10
11
12

avec un retard plus ou moins important de la progression du front de minéralisation par rapport au front de synthèse des nouvelles fibres de collagène (Sire et Meunier, 1981 ; Meunier, 1984b).

Les Tetragonuridae (Perciformes) constituent une famille monogénérique avec trois espèces. L'une d'entre elles, *Tetragonurus cuvieri* Risso, 1810, espèce pélagique à large répartition géographique est une capture accessoire des pêches au chalut. Selon Bertin (1958, p. 2442), elle possède des "écailles épaisses, rugueuses, disposées en rangées obliques et simulant" des "écailles ganoïdes". À notre connaissance, les écailles de cette espèce n'ont jamais fait l'objet d'une étude morphologique poussée, si ce n'est une courte analyse comparative des ornementations avec les deux autres espèces *T. atlanticus* et *T. pacificus* (Grey, 1955), et leur structure n'est pas connue. Ayant constaté que ces écailles n'étaient pas aussi épaisses que pouvait le laisser supposer la description de Bertin (1958), nous avons effectué un prélèvement d'écailles sur un spécimen de la collection nationale des poissons du Muséum national d'histoire naturelle de Paris pour apporter des données morphologiques et microanatomiques nouvelles permettant de caractériser le type d'écailles de *T. cuvieri*.

La famille des Monocentridae (Béryciformes) est constituée de quatre espèces regroupées en deux genres *Cleidopus* et *Monocentrus* dont les représentants sont caractérisés par des écailles très épaisses, légèrement imbriquées (Condé et Terver, 1989), formant une véritable cuirasse. En premier examen, ces écailles semblent pouvoir être rattachées au type élasmoïde, mais leur épaississement important pourrait avoir entraîné des spécialisations originales. Aucune étude histologique n'ayant jamais été faite sur les écailles de ces espèces, nous avons étudié la structure histologique et la minéralisation des écailles du poisson ananas, *C. gloriamaris* deVis, 1883, afin de vérifier cette hypothèse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel étudié

Abréviations: MNHN = Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, collection nationale de poissons; LM = longueur à la fourche; LT = longueur totale.

Tetragonurus cuvieri Risso, 1810 (MNHN 2002-2850, LT = 365 mm). Plusieurs d'écailles ont été prélevées sur le flanc droit de l'animal à l'aplomb de l'arrière de la première nageoire dorsale, de part et d'autre de la ligne latérale, et conservées dans l'alcool 70°.

Cleidopus gloriamaris de Vis, 1883; (LM = 130 mm). Le spécimen fixé au formol, puis conservé dans l'alcool, a

Figs 1-12. - *Tetragonurus cuvieri*.

Figure 1. - Vue d'ensemble (MEB) de plusieurs écailles sur deux rangées successives. Noter l'alignement quasi-parfait des ctenii d'une écaille à la suivante. L'avant des écailles est vers le bas de la figure. Échelle = 500 µm. *[General view (SEM) of several scales forming two successive rows. One notes the perfect alignment of the ctenii from a scale to the next. Anterior is at the bottom. Scale bar = 500 µm.*

Figure 2. - Détail du champ postérieur (MEB) de deux écailles contiguës montrant l'alignement des ctenii ainsi que la présence d'orifices (têtes de flèches) à la surface de la couche superficielle. Échelle = 300 µm. *[Detail of the posterior field of two adjacent scales showing the alignment of ctenii. Several openings (arrowheads) are seen at the surface of the superficial layer. Scale bar = 300 µm.]*

Figure 3. - Détail (MEB) de la zone d'insertion des ctenii sur la couche superficielle. Échelle = 100 µm. *[Detail (SEM) of the insertion of the base of ctenii on the superficial layer. Scale bar = 100 µm.]*

Figure 4. - Détail (MEB) de la zone limite entre champ antérieur (en bas à gauche) et champ postérieur (en haut à droite). Échelle = 100 µm. *[Detail (SEM) of the limiting area between the anterior (left bottom) and the posterior (upper right) field. Scale bar = 100 µm.]*

Figure 5. - Front de minéralisation (MEB) dans le champ postérieur montrant trois canaux vasculaires (têtes de flèches) dont les parois sont minéralisées. Échelle = 100 µm. *[Mineralization front (SEM), in the posterior field, showing three vascular canals (arrowheads), the walls of which are mineralized. Scale bar = 100 µm.]*

Figure 6. - Détail (MEB) montrant l'orifice (astérisque) au sommet du canal vasculaire supérieur de la figure 5. Échelle = 40 µm. *[Detail (SEM) showing the lumen (asterisk) at the top of the upper vascular canal of figure 5. Scale bar = 40 µm.]*

Figure 7. - Vue du front de minéralisation (MEB) montrant la présence de corpuscules de Mandl de forme ovoïde. Échelle = 25 µm. *[View of the mineralization front (SEM) showing the presence of ovoid Mandl' corpuscles. Scale bar = 25 µm.*

Figure 8. Détail (MEB) de quelques corpuscules de Mandl. Échelle = 10 µm. *[Detail (SEM) of some Mandl' corpuscles. Scale bar = 10 µm.]*

Figure 9. - Écaille fracturée dans l'azote liquide (MEB) montrant les différentes directions (flèches 1 à 11) des fibres de collagène de la plaque basale. Échelle = 20 µm. *[Broken scale (SEM) showing the different directions (arrows 1 to 11) of collagen fibres in the basal plate. Scale bar = 20 µm.]*

Figure 10. - Coupe longitudinale (microradiographie) d'une écaille montrant, au niveau du champ postérieur, la présence d'un canal vasculaire aux parois calcifiées dans la plaque basale (tête de flèche). Celle-ci est minéralisée sur une très faible épaisseur. L'avant de l'écaille est à gauche. Echelle = 250 µm). *[Longitudinal section (microradiograph) of the posterior field, showing the presence of a vascular canal, the wall of which are calcified in the basal plate (arrowhead). The basal plate is mineralized only on a short thickness. Anterior is on the left. Scale bar = 250 µm.]*

Figure 11. - Coupe transversale (microradiographie) passant respectivement par le champ postérieur de deux écailles et par un canal vasculaire (tête de flèche). Chaque relief de la surface des écailles correspond à un ctenius. (Échelle = 250 µm). *[Transversal section (microradiograph) crossing respectively the posterior field of two adjacent scales and a vascular canal (arrowhead). Each relief of the scale surface corresponds to a ctenius. Scale bar = 250 µm.]*

Figure 12. - Coupe longitudinale d'une écaille montrant les ctenii et le canal vasculaire (tête de flèche) dans la plaque basale (même préparation que la figure 10). Échelle = 250 µm). *[Longitudinal section of a scale (same section as in figure 10) showing the vascular canal (arrowhead) and the ctenii. Scale bar = 250 µm.]*

été utilisé à la fois pour l'étude morphologique au microscope électronique à balayage (MEB) et l'étude histologique (lames minces, coupes semi-fines). Des écailles ont été prélevées sur différentes régions du corps. Pour faciliter l'interprétation des écailles de *C. gloriamaris* nous les avons comparées à celles d'un autre béryciforme, *Beryx splendens* Lowe, 1834 ; spécimen de 430 mm (LM).

Étude morphologique

Le traitement des écailles dans l'eau de Javel diluée à 6% a permis d'éliminer les tissus mous (épiderme et derme) les recouvrant et une concentration plus élevée (12%) a détruit les fibres collagéniques non minéralisées de l'isopédine pour mieux visualiser le front de minéralisation. Certaines écailles ont été cassées dans de l'azote liquide. Les zones fracturées permettent de préciser l'orientation des fibres de collagène dans les strates successives de la plaque basale. Dans les deux cas, les échantillons sont ensuite rincés, déshydratés dans des bains croissants d'alcool, séchés entre deux lames de verre pour éviter toute déformation générée par la déshydratation et métallisés pour une observation au MEB (JEOL-SEM-35).

Etude histologique

Lames minces

Les écailles sont déshydratées, dégraissées et incluses dans du stratyl. Les blocs sont débités en tranches de 200 µm d'épaisseur, radiographiées puis progressivement amincies jusqu'à une épaisseur finale de 80 à 100 µm. Ces lames minces sont à nouveau radiographiées et observées au microscope, en lumière naturelle et polarisée. Pour la microradiographie, les coupes (longitudinales et transversales) sont disposées sur un film sensible (SO-343, Kodak) et exposées pendant 25 min dans un faisceau de rayons X (30 KW, 10 mA ; distance à la source = 40 cm) (générateur CGR Sigma 2060). Les microradiographies sont observées au microscope photonique.

Coupes semi-fines

De petits fragments d'écailles de *Cleidopus gloriamaris*, d'un à deux mm de côté, ont été plongés dans un mélange de glutaraldéhyde 1,5% et paraformaldéhyde 1,5%, dans du tampon cacodylate à 0,1 M, dans lequel on a ajouté de l'EDTA à 0,1 M pour les décalcifier. On renouvelle le mélange décalcifiant tous les deux jours pendant au moins deux semaines. Après rinçage, les échantillons sont postfixés dans de l'osmium, rincés, déshydratés et inclus dans de l'épon. Des coupes de 1 µm d'épaisseur ont été colorées au bleu de toluidine.

RÉSULTATS

Morphologie

Tetragonurus cuvieri *(Figs 1-9)*

Les écailles de *Tetragonurus cuvieri* sont de forme subquadrangulaire et étroitement imbriquées. Le champ postérieur est nettement plus développé que le champ antérieur. Ce dernier, peu ou pas ornementé, s'enfonce dans le derme en faisant un angle prononcé par rapport au champ postérieur. Des pores d'un diamètre moyen de 20-80 µm peuvent être observés à la surface et sur la face profonde du champ postérieur. La surface du champ postérieur est parcourue par des crêtes parallèles pratiquement équidistantes, et qui débordent nettement vers l'arrière en se terminant en pointe. Les crêtes d'une écaille sont dans le prolongement de celles des écailles antérieures ou postérieures si bien qu'elles paraissent emboîtées les unes dans les autres. En revanche, la surface du champ antérieur des écailles s'avère presque lisse.

Le front de minéralisation de la plaque basale, observé au MEB, est très irrégulier. Les écailles ne sont pas minéralisées sur toute l'épaisseur de la plaque basale (voir plus loin). Des “tubes” plus ou moins cylindriques, entourés de parois minéralisées, font saillie sur le front de minéralisation. Ce

Figs 13-18. - *Cleidopus gloriamaris.*

Figure 13. - Écaille à forte épine centrale dont l'apex est dirigé vers l'arrière de l'animal (tête de flèche). L'épine centrale est entourée de nombreuses petites épines acérées (MEB). Echelle = 500 µm. *[Scale with a strong spine, the apex of which is oriented backward (arrowhead). The spine is surrounded by numerous small, sharp spines (SEM). Scale bar = 500 µm.]*

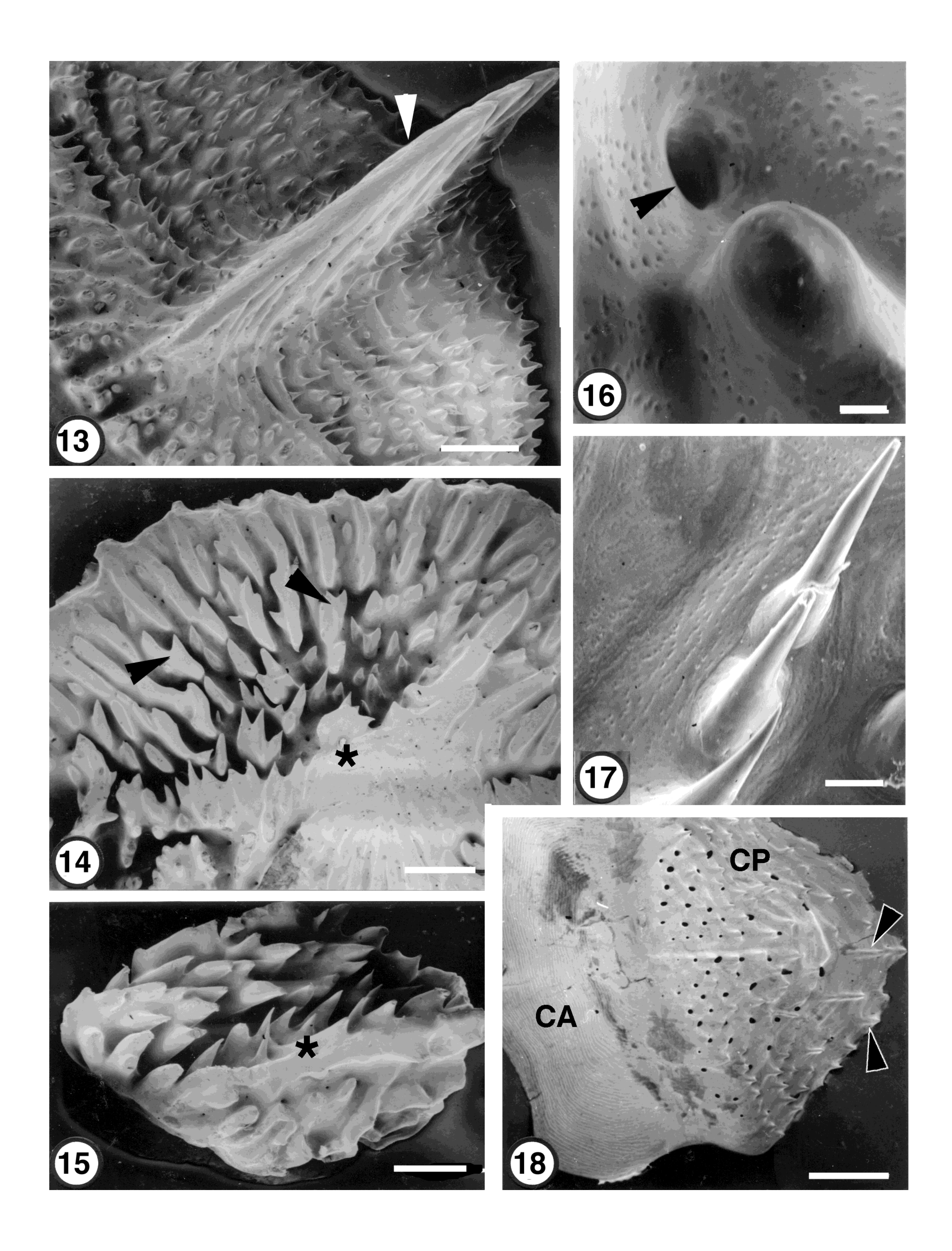
Figure 14. - Écaille située sous la nageoire pectorale (MEB). La forte épine centrale est remplacée par une crête (astérisque), entourée de nombreuses courtes épines relativement massives (têtes de flèches). Échelle = 500 µm. *[Scale located under the pectoral fin (SEM). The large central spine is replaced by a ridge (asterisk), surrounded by numerous more or less bulky short spines (arrow - heads). Scale bar = 500 µm.]*

Figure 15. - Ecaille de la base de la nageoire pectorale (MEB) avec quelques petites épines et une crête médiane (astérisque). Échelle = 500 µm. *[Scale at the base of the pectoral fin (SEM) with a medial ridge (asterisk) and some short spines. Scale bar = 500 µm.]*

Figure 16. - Détail montrant les fines ornementations de la surface des épines et l'orifice (flèche) d'un canal vasculaire (MEB). Échelle = 20 µm. *[Detail showing thin ornementations at the surface of the spines and the opening (arrowhead) of a vascular canal (SEM). Scale bar = 20 µm.]*

Figure 17. - Détail de trois petites épines acérées (voir figure 13) (MEB). Échelle = 50 µm. *[Detail of three small sharp spines (see figure 13). Scale bar = 20 µm.]*

Figure 18. - *Beryx splendens*. Écaille (MEB) montrant quelques épines (tête de flèche), plus ou moins marginales, et de nombreux pores (taches noires) sur le champ postérieur (CP). Le champ antérieur (CA) présente des circuli caractéristiques. Échelle = 1 mm. *[Scale (SEM) showing several more or less marginal spines (arrowheads), and numerous openings (black dots) on the posterior field (CP). The anterior field (CA) , on the left, shows characteristic circuli. Scale bar = 1 mm.]*


13
14
15
16
17
18
CP
CA

dernier progresse grâce à la formation et à la fusion de corpuscules de Mandl. Leur forme est essentiellement ovoïde.

La plaque basale est constituée de couches successives de fibrilles de collagène qui, d'une strate à la suivante, ont des directions orthogonales. Elles constituent un réseau collagénique de type "contreplaqué orthogonal".

Cleidopus gloriamaris *(Figs 13-17)*

Cleidopus gloriamaris présente sur toute la surface du corps des écailles peu imbriquées, très épaisses et minéralisées. Elles possèdent, en règle générale, une symétrie bilatérale marquée par une forte épine centrale dont la pointe terminale est orientée vers l'arrière de l'animal. De chaque côté de cette épine, se trouvent de nombreuses épines beaucoup plus petites, ayant la même orientation que l'épine principale. Cependant, on note des variations de cette morphologie, notamment sous les nageoires pectorales où les écailles sont relativement plates et ne possèdent pas d'épine centrale. Celle-ci est remplacée par une crête médiane ; il existe malgré tout, de part et d'autre, de petites épines. Enfin, à la base de la nageoire pectorale, des petites "plaques" de forme ovoïde présentent les mêmes ornementations générales que les écailles. Les épines, qu'elles soient fines et pointues ou plus massives, sont le plus souvent lisses dans leurs parties apicales.

Par ailleurs, on observe à la surface de toutes les écailles des perforations de diamètre variable, de 20 à 90 µm ; elles correspondent à l'ouverture de canaux vasculaires. Des zones d'érosions ont également été mises en évidence à la surface de certaines écailles notamment sur les bords postérieurs ainsi qu'au niveau de certaines épines (non illustré).

Beryx splendens *(Fig. 18)*

Les écailles de *Beryx* sont fines et nettement imbriquées. Leur morphologie est uniforme, quelle que soit leur localisation sur le corps. Elles présentent les deux zones distinctes classiques : un champ antérieur présentant des crêtes concentriques, les circuli, surmontés par des tubercules plus ou moins acérés et un champ postérieur avec de nombreuses épines assez fortes, orientées vers l'arrière. Le champ postérieur est également caractérisé par des perforations (de 6 µm à 100 µm de diamètre) correspondant à l'emplacement de canaux vasculaires ; le champ antérieur en est dépourvu.

Histologie

Tetragonurus cuvieri *(Figs 10-12)*

Les écailles de *T. cuvieri* ont l'organisation classique des écailles élasmoïdes, avec leur deux couches superposées. La couche superficielle, ornementée, est normalement minéralisée alors que la plaque basale n'est minéralisée que sur une faible épaisseur. En revanche, les microradiographies confirment que les parois des canaux sont minéralisées sur toute l'épaisseur de la plaque basale, ce qui explique les formes tubulaires observées au MEB après extraction du collagène non calcifié. Aucune cellule (élasmocytes) n'a été observée dans la plaque basale ni d'ostéocytes dans la couche superficielle. Les écailles de *T. cuvieri* sont donc constituées de tissus parfaitement acellulaires. Les crêtes du champ postérieur ont la même structure que celles de la couche superficielle.

Cleidopus gloriamaris *(Figs 19-22)*

L'étude histologique a été développée essentiellement sur des écailles à forte épine, présentant trois couches distinctes : a) une couche supérieure assez épaisse et très minéralisée, la couche externe (zone 1) ; b) une région moyenne centrale, non minéralisée, (zone 2) ; c) une couche inférieure minéralisée qui rappelle fortement la partie supérieure (zone 3).

La couche externe est un tissu osseux acellulaire, très minéralisé en surface, un peu moins en profondeur, riche en canaux vasculaires de diamètre variable et dont la paroi peut présenter des remaniements importants limités par des lignes cimentantes de réversion. Certaines cavités vasculaires ont donc été mises en place secondairement par des phénomènes d'érosion-reconstruction. De plus, des canaux vasculaires de plus petit diamètre relient les gros vaisseaux entre eux et/ou avec les cavités vasculaires. De nombreuses lignes cimentantes chromophiles, visibles dans les couches les plus superficielles du tissu osseux, indiquent les étapes successives de l'épaississement des écailles.

Les fortes épines observées au MEB correspondent à des épaississements progressifs de substance osseuse avec un dépôt plus important dans l'axe de l'épine. Le corps même de l'épine est fortement vascularisé.

La zone centrale de l'écaille est constituée d'un tissu lamellaire incomplètement minéralisé, avec un arrangement des fibrilles de collagène en contreplaqué de type isopédine : les fibrilles de collagène sont parallèles entre elles dans une même couche, mais leur direction change d'une strate à la suivante. La rotation régulière des directions fibrillaires, caractéristique des contreplaqués, donne une alternance de couches claires et de couches sombres à l'observation au microscope polarisant. Elles sont également traversées par des faisceaux de fibrilles de collagène perpendiculaires à la surface de l'écaille.

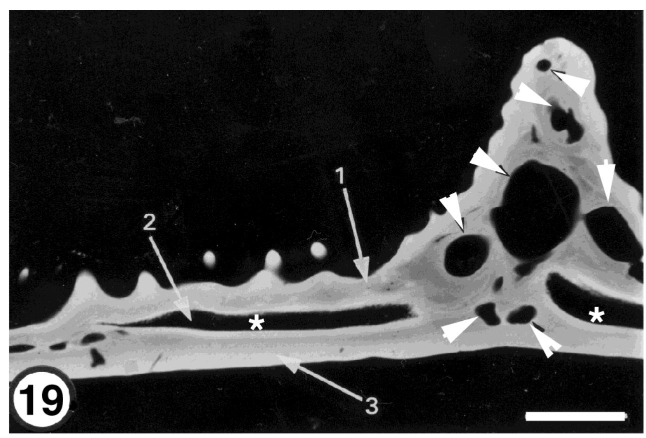
Des petits corps ovoïdes réfringents ont également été observés en lumière polarisée. Le MEB a confirmé la présence de corpuscules de Mandl au niveau de cette zone moyenne après destruction du collagène, non minéralisé, par l'hypochlorite. Ces corpuscules de Mandl sont plus ou moins sphériques et montrent une grande hétérogénéité de taille (moins de 2 µm à près de 20 µm).

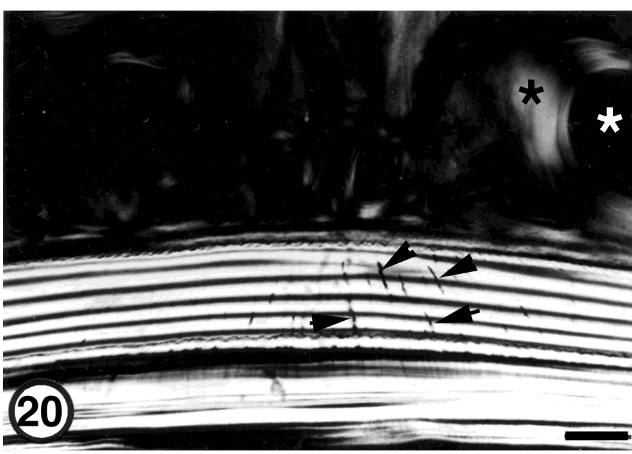
La partie inférieure de l'écaille est minéralisée et acellulaire, comme la partie supérieure. On y observe également des lignes cimentantes. Cependant, cette zone est beaucoup moins vascularisée que la couche supérieure et les remanie-

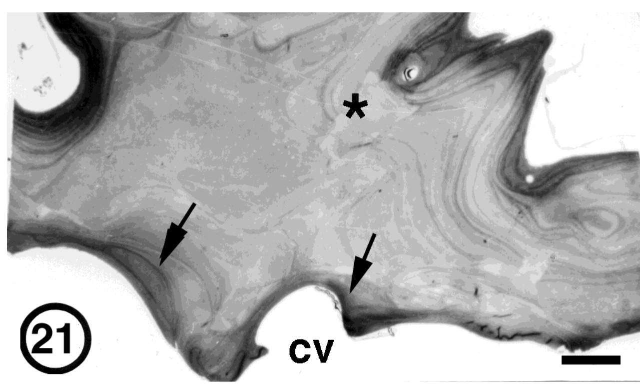
ments y sont moins importants. À ses extrémités, l'écaille est fixée dans le derme dense par des fibres de Sharpey.

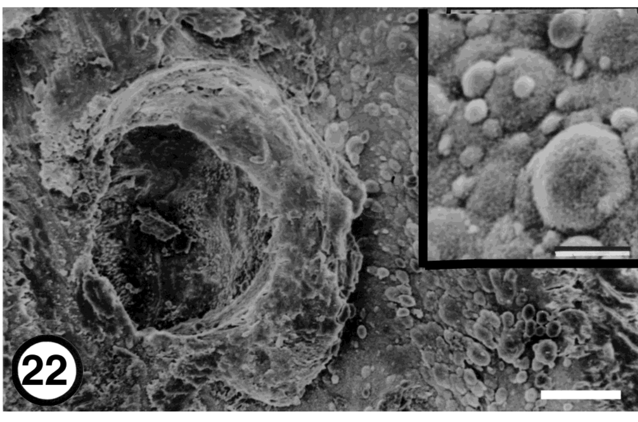
Beryx splendens

Les écailles possèdent une zone inférieure collagénique plus ou moins minéralisée, la plaque basale, surmontée par une zone minéralisée ornementée, la couche externe. La plaque basale est composée d'un empilement de strates de fibrilles de collagène, l'isopédine, et l'alternance des couches révèle un contreplaqué orthogonal. L'étude au MEB après fracture des écailles dans de l'azote liquide confirme ces observations (non illustré). On observe un retard important à la minéralisation de la plaque basale qui n'est minéralisée que sur une faible épaisseur, juste sous la couche externe. De plus, aucun corpuscule de Mandl n'a pu être mis en évidence.









Figs 19-22. - *Cleidopus gloriamaris.*

Figure 19. - Coupe transversale d'une écaille à forte épine (microradiographie) montrant trois régions (1 = zone supérieure; 2 = zone moyenne; 3 = zone inférieure) ainsi que les canaux et cavités vasculaires (têtes de flèches) (comparer avec la figure 13). La zone moyenne n'est pas minéralisée (astérisques). Échelle = 1 mm. *[Transverse section of a scale with a strong spine (microradiograph) showing three layers (1 = upper area; 2 = mid area; 3 = lower area), vascular canals and cavities (arrow heads) (compare with figure 13). The mid area is not mineralized (asterisks). Scale bar = 1 mm.]*

Figure 20. - Coupe transversale d'une écaille (lumière polarisée) passant dans les zones 1 et 2. La zone 2 montre la stratification typique des fibres de collagène d'une plaque basale (contreplaqué). Les strates sont traversées par quelques faisceaux collagéniques (flèches). Ce secteur est recouvert par du tissu osseux vascularisé et remanié (astérisque noir) de la zone 1. On observe une grande cavité vasculaire (astérisque blanc). Échelle = 400 µm. *[Transverse section of a scale (polarized light) through the mid layer and showing the plywood-like organisation of the collagen fibres of area 2. The strata are crossed by some collagen fibres (arrows). This area is overlaped by the vascularized and remodelled bone of the upper area 1. Scale bar = 400 µm.]*

Figure 21. - Coupe semi-fine passant dans dans la zone 1 à proximité d'une zone osseuse remaniée (flèches). La couche externe montre de nombreuses lignes chromophiles indicatrices de l'épaississement progressif de l'écaille; ces lignes sont interrompues par les dépôts osseux secondaires (astérisque). (CV = cavité vasculaire). Échelle = 400 µm. *[Semi-thin section in the area at the vicinity of a remodelled bony zone (arrows). The external layer shows numerous chromophilic lines that indicate successive steps of scale thickening; These lines are interrupted by secondary bony deposits (asterisk). (CV = vascular cavity). Scale bar = 400 µm.]*

Figure 22. - Le front de minéralisation de la couche intermédiaire, après destruction des fibres collagèniques non minéralisées (MEB). On observe de nombreux corpuscules de Mandl de petite taille, de forme sphérique ou ovoïde. Échelle = 50 µm. Dans l'encadré, détail de quelques corpuscules sphériques. Échelle = 20 µm. *[Mineralization front of the mid area, after removing of the unmineralized collagen fibres (SEM). One can see numerous small spherical or ovoid Mandl's corpuscles. Bar = 50 µm. Inset: detail of some spherical corpuscles. Scale bar = 20 µm.]*

DISCUSSION-CONCLUSION

La forme particulière, subquadrangulaire, de la partie découverte des écailles et leur parfaite imbrication, donnent à l'écaillure de *Tetragonurus cuvieri* un aspect qui rappelle tout à fait celui de la disposition des écailles des Polypteridae ou des Lepisosteidae comme l'a remarqué Bertin (1958). Toutefois, il s'agit d'une simple analogie puisque la structure ne correspond pas à ces types d'écailles. La présence des deux ensembles, couche externe et plaque basale constituée d'une isopédine incomplètement minéralisée, caractéristiques des écailles élasmoïdes, indique que les écailles de *T. cuvieri* sont de ce type et peuvent même être classées comme écailles cténoïdes. Elles présentent toutefois deux originalités, l'une concernant les ornementations du champ postérieur, l'autre les canaux vasculaires qui les traversent. Donc en aucun cas, ces écailles ne peuvent être rapprochées du type ganoïde. Le type de contreplaqué "orthogonal" de la plaque basale correspond au positionnement phylogénétique de la famille des Tetragonuridae. Effectivement, les taxons les plus dérivés qui possèdent des écailles de petite taille, relativement à la longueur totale des animaux, ont tous une plaque basale en contreplaqué orthogonal (Meunier et Castanet, 1982 ; Meunier, 1987-88). Ce mode d'organisation spatiale des fibres de collagène explique aussi la morphologie des corpuscules de Mandl qui ont une forme ovoïde ; cette forme est beaucoup plus complexe (polyédrique) lorsque l'isopédine est de type torsadé (Schönbörner *et al.*, 1981 ; Zylberberg *et al.*, 1992).

Les écailles de *Beryx splendens* sont aussi de type élasmoïde même si des corpuscules de Mandl sont absents. La présence d'épines sur le champ postérieur permet de préciser qu'il s'agit d'écailles cténoïdes.

Avec sa grande épine accompagnée de nombreuses autres plus petites pour les écailles de *Cleidopus gloriamaris*, on retrouve le schéma d'ornementation des écailles de *Beryx splendens*. D'autres exemples d'écailles cténoïdes à une seule forte épine, ou à plusieurs dont une épine dominante, sont connus chez d'autres taxons : Balistidae, certains Macrouridae,… (Roberts, 1993; Khemiri *et al.*, 2001).

La grande épaisseur des écailles de *Cleidopus gloriamaris* a, semble-t-il, entraîné des modifications morphologiques et structurales importantes par rapport aux écailles élasmoïdes typiques. La moitié supérieure des écailles, épaisse, présente un important réseau de cavités vasculaires dont les parois sont constituées d'un os très remanié. Les baies d'érosion secondaires, séparées de l'os primaire par des lignes cimentantes caractéristiques, indiquent une certaine plasticité des cavités vasculaires de l'écaille. La plaque basale, soit la moitié inférieure de l'écaille (zones 2 et 3), est tout à fait originale : un ou plusieurs "massifs collagéniques", non minéralisés, sont entourés par de l'os souvent remanié. Ces zones non minéralisées (visibles sur les microradiographies) correspondent à une structure en contreplaqué, caractérisée par une alternance de couches sombres et claires au microscope polarisant : c'est de l'isopédine (Meunier, 1987) (= élasmodine de Schultze, 1996). Contrairement aux écailles élasmoïdes classiques, l'isopédine ne constitue pas, chez *C. gloriamaris*, l'ensemble de la plaque basale de l'écaille, mais reste limitée au centre de celle-ci. Cependant, l'épaisseur des différentes couches n'est pas aussi régulière que celle des couches observées chez d'autres espèces où le contreplaqué est parfaitement orthogonal (Meunier et Castanet, 1982 ; Meunier, 1987-88). De plus l'isopédine est traversée par de nombreuses fibres collagéniques perpendiculaires aux strates. Ces faisceaux rappellent les fibres TC décrites chez plusieurs taxons, et tout particulièrement chez les ostariophysaires (Zylberberg et Meunier, 1981). Des corpuscules de Mandl se trouvent au contact de l'isopédine avec les secteurs minéralisés environnants. Ces derniers, localisés à la périphérie des cavités centrales, sont responsables de la lente progression de la minéralisation de l'isopédine. Les corpuscules de Mandl sont de petite taille et de structure simple, sphérique ou ovoïde, confirmant le type orthogonal pour la trame (Schönbörner *et al.*, 1981; Zylberberg *et al.*, 1992).

L'écaille de *Cleidopus gloriamaris* présente des similitudes avec les écailles élasmoïdes classiques comme celles de *Beryx splendens*. On retrouve les constituants principaux de ce type d'écaille, à savoir une couche osseuse superficielle ornementée d'épines et une plaque basale partiellement composée d'isopédine avec des corpuscules de Mandl. Cependant, l'organisation de ces composantes de l'écaille y est quelque peu différente, en liaison sans doute avec leur fort épaississement. L'écaille de *C. gloriamaris* semble donc bien dériver d'une écaille élasmoïde. Il serait intéressant de pouvoir étudier de jeunes spécimens pour comprendre la mise en place des différentes structures au sein d'une écaille surtout si elles s'avéraient moins dérivées chez les jeunes. Cependant, même si des spécimens de *C. gloriamaris* sont capturés plus souvent que ceux du genre *Monocentris* et que cette espèce soit prisée des aquariophiles, aucun juvénile n'a pu être observé à ce jour, à notre connaissance.

Les très importants épaississements de la couche superficielle des écailles de *Cleidopus gloriamaris*, le poisson ananas, peuvent donc dériver d'un modèle initial élasmoïde comme chez le baliste (Meunier, 1983) ; chez ce dernier, toutefois, le plan de construction élasmoïde y est mieux visible. Effectivement, la plaque basale épaisse reste typiquement constituée sur toute son épaisseur d'isopédine (de type orthogonal) dont la minéralisation fait intervenir des corpuscules de Mandl de forme polyédrique. Pour *C. gloriamaris* où la couche inférieure fait largement place à de l'os, la situation est plus dérivée. Il est également intéressant de signaler une certaine similitude entre la structure des écailles de *C. gloriamaris* et celle des scutes d'*Ostracion lentigino* -

sum (Tetraodontiforme, Ostraciidae). En effet, dans les scutes du poisson coffre, il existe deux niveaux minéralisés opposés, séparés par un espace central non minéralisé, sauf à l'emplacement de contreforts (Meunier et Francillon-Vieillot, 1995). Ces zones centrales non minéralisées sont constituées de fibres de collagène qui forment un réseau tridimensionnel complexe (Besseau et Bouligand, 1998) au lieu d'un contreplaqué plus classique. Ces massifs collagéniques, séparés par des contreforts osseux acellulaires, seraient tout à fait comparables à ceux qui sont observés chez le poisson ananas. Cependant l'organisation des fibres de collagène chez *C. gloriamaris* semble plus simple; ceci reste tout de même à vérifier en utilisant un matériel fixé pour la MET. Par ailleurs, il existe, chez *O. lentiginosum*, des corpuscules de Mandl sphériques ou ovoïdes au niveau des plaques supérieure et inférieure (Meunier et Francillon-Vieillot, 1995). On a donc un phénomène de convergence très net entre les structures observées chez *C. gloriamaris* et *O. lentiginosum* : une épaisseur importante des écailles, une zone centrale non minéralisée plus ou moins importante, et des corpuscules de Mandl de forme simple ovoïde. Cependant, dans l'état actuel de nos observations, il est difficile d'établir des homologies entre telle ou telle partie des scutes d'*O. lentiginosum* et celles d'une écaille élasmoïde, même transformée, comme celle de *C. gloriamaris* surtout que l'on ne sait rien de leur ontogenèse.

Les crêtes à direction antéropostérieure, terminées par une pointe et localisées sur le champ postérieur des écailles de *Tetragonurus cuvieri*, sont nettement emboîtées les unes avec les autres d'une écaille à la suivante. Cet emboîtement contribue à donner une certaine rigidité au revêtement écailleux, et d'une façon plus générale à l'ensemble du tégument. L'alignement quasi-parfait de ces reliefs joue très probablement un rôle hydrodynamique important dans les processus de régularisation de l'écoulement dans la couche limite et de réduction des forces de frottement sur la peau (Burdak, 1979).

Un rôle hydrodynamique similaire peut être attribué chez *Cleidopus gloriamaris* à la présence des épines toutes dirigées vers l'arrière du corps. Une fonction de défense contre des prédateurs éventuels et une protection pour ces animaux vivant en partie près du fond dans un environnement rocheux riche en obstacles seraient plutôt liées à l'épaississement des écailles.

D'une façon générale, il est possible de considérer que les canaux vasculaires qui traversent les écailles de part en part ont peu retenu l'attention des auteurs. Si Stanius (1849 ; *in* Baudelot, 1873) signale l'absence de résultats définitifs sur la présence ou non de vaisseaux sanguins dans les tissus constitutifs des écailles, c'est probablement Blanchard (1866) qui, le premier, reconnaît la présence de canaux dans les écailles de Cyprinidae mais sans en donner de description précise. Quelques années plus tard, Baudelot (1873) les signale chez diverses espèces de téléostéens à écailles cycloïdes et cténoïdes (Characidae, Cyprinidae, Sparidae, Labridae,…) ; il fait une étude assez précise de ces canaux, qu'il appelle "canalicules perforants", chez la carpe (*Cyprinus carpio*) et le mulet (*Mugil cephalus*). Il note que, dans tous les cas, ils sont localisés au seul champ postérieur des écailles. Depuis ces recherches anciennes, des canaux traversant les écailles au niveau du champ postérieur ont été signalés chez diverses espèces comme le cœlacanthe (Castanet *et al.*, 1975 ; Meunier, 1980) ou les Ostéoglossiformes (Meunier, 1984a) par exemple. Dans ces deux cas, les parois des canaux dans la plaque basale semblent guider préférentiellement des processus de minéralisation formant ainsi de véritables colonnes de tissu osseux dans un ensemble par ailleurs dépourvu de minéralisation (Meunier, 1980 ; 1984a). Chez *Tetragonurus cuvieri*, le phénomène est tout à fait identique et particulièrement bien mis en valeur par le MEB après destruction du collagène non minéralisé (Fig. 5, 6). Un réseau vasculaire est encore plus développé chez *C. gloriamaris*. Dans les écailles, ces canaux conduisent et protègent des vaisseaux sanguins qui permettent une communication du réseau vasculaire tégumentaire entre le derme dense, situé sous la couche des écailles, et le derme lâche localisé entre l'épiderme et les écailles. Des communications peuvent s'établir par les septa qui séparent les écailles (Whitear, 1986). Mais lorsque les écailles forment une véritable barrière comme chez *T. cuvieri* (étroite imbrication) et chez *C. gloriamaris* (grande épaisseur), elles sont traversées par des anastomoses vasculaires qui relient ainsi les deux réseaux sanguins superficiel et profond du tégument.

Les observations effectuées sur ces deux taxons, l'un pélagique (*T. cuvieri*) et l'autre benthique et de faciès rocheux (*C. gloriamaris*), confirment la grande diversité des éléments écailleux du tégument chez les Téléostéens et leur plasticité en relation avec l'environnement.

Remerciements. - Nous remercions B. Condé qui nous a confié le spécimen de *C. gloriamaris* ayant servi aux différentes préparations histologiques de cette étude et J.-C. Quéro (IFREMER, L'Houmeau, Nieul-sur-Mer) qui nous a donné le spécimen de *T. cuvieri* capturé dans le golfe de Gascogne ainsi que C. Chancogne (Laboratoire de paléontologie, MNHN, Paris) et F. Allizard (FR 2696, Université P. & M. Curie) pour leur aide technique respectivement dans la réalisation des observations au MEB et la confection des coupes semi-fines.

RÉFÉRENCES

BAUDELOT M.E., 1873. - Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. *Arch. Zool. Gén. Exp.*, 2: 87-244 ; 429-480.

BERTIN L., 1958. - Superordre des Téléostéens. *In*: Traité de Zoologie, Vol. 13 (Grassé P.P., éd.), pp. 2204-2500. Paris: Masson.

BESSEAU L. & Y. BOULIGAND, 1998. - The twisted collagen network of the box-fishes scutes. *Tissue Cell*, 30: 215-260.

BLANCHARD E., 1866. - Les Poissons des Eaux douces de la France. 656 p. Paris: J.B. Baillière et Fils.

BURDAK V.D., 1979. - Morphologie fonctionnelle du tégument écailleux des poissons. *In*: La Pensée scientifique (Ed.), Kiev, (en russe). French translation: *Cybium*, 1986, 10(3) suppl.: 1-147.

CASTANET J., MEUNIER F., BERGOT C. & Y. FRANÇOIS, 1975. - Données préliminaires sur les structures histologiques du squelette de *Latimeria chalumnae*. I. Dents, écailles, rayons de nageoires. *In*: Colloque international du CNRS, Problèmes actuels de Paléontologie. Évolution des Vertébrés, Paris, Juin 1973, 1: 159-168.

CONDÉ B. & D. TERVER, 1989. - *Cleidopus gloriamaris* de Vis. *Rev. Fr. Aquariol*., 88(suppl.): 8 p.

FÉDRIGO O., MEUNIER F.J., DUHAMEL G. & J.-Y. SIRE, 1996. - Étude morphologique et histologique des scutes des Macroramphosidae (Teleostei, Gaterosteiformes). *Cah. Biol. Mar*., 37: 189-203.

GREY M., 1955. - The fishes of the genus *Tetragonurus* Risso. Dana Reports, 41: 3-75.

KHEMIRI S., MEUNIER F.J., LAURIN M. & L. ZYLBERBERG, 2001. - Morphology and structure of the scales in the Gadiformes (Actinopterygii: Teleostei: Paracanthopterygii) and a comparison to the elasmoid scales of other Teleostei. *Cah. Biol. Mar*., 42: 345-362.

MEUNIER F.J., 1980. - Les relations isopédine-tissu osseux dans le post-temporal et les écailles de la ligne latérale de *Latimeria chalumnae* (Smith). *Zool. Scripta*, 9: 307-317.

MEUNIER F.J., 1981. - Recherches histologiques sur le squelette dermique des Polypteridae. *Arch. Zool. Gén. Exp.*, 121: 279-295.

MEUNIER F.J., 1983. - Les tissus osseux des Ostéichthyens : structure, genèse, croissance et évolution. *Arch. Doc., Micro-édition, Inst. Ethnol. Mus. Nat. Hist. Nat*., SN-82-600-328, 200 p.

MEUNIER F.J., 1984a. - Structure et minéralisation des écailles de quelques Osteoglossidae (Ostéichthyens, Téléostéens). *Ann. Sci. Nat., Zool*., 13e sér., 13: 111-124.

MEUNIER F.J., 1984b. - Spatial organization and mineralization of the basal plate of elasmoid scales in Osteichthyans. *Am. Zool*., 24: 953-964.

MEUNIER F.J., 1987. - Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Ostéichthyens : les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de la minéralisation. *Ann. Biol*., 26: 201-233.

MEUNIER F.J., 1987-88. - Nouvelles données sur l'organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Ann. Sci. Nat., Zool*., 13e sér., 9: 113-121.

MEUNIER F.J. & J. CASTANET, 1982. - Organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Zool. Scripta*, 11: 141-153.

MEUNIER F.J. & H. FRANCILLON-VIEILLOT, 1995. - Structure et minéralisation des scutes d'*Ostracion lentiginosum*, Teleostei, Tetraodontiformes, Ostraciidae). *Ann. Sci. Nat., Zool*., 13e sér., 16: 33-47.

ROBERTS C.D., 1993. - Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the Teleostei. *Bull. Mar. Sci*., 52: 60-113.

SCHÖNBÖRNER A.A., MEUNIER F.J. & J. CASTANET, 1981. - The fine structure of calcified Mandl's corpuscules in Teleost fish scales. *Tissue Cell*, 13: 589-597.

SCHULTZE H.P., 1996. - The scales of Mesozoic actinopterygians. *In*: Mesozoic Fishes 2: Systematics and Paleoecology (Arratia G. & G. Viöhl, eds), pp. 83-93. München: Verlag Dr. F. Pfiel.

SIRE J.-Y. & F.J. MEUNIER, 1981. - Structure et minéralisation de l'écaille d'*Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme, Cichlidé). *Arch. Zool. Exp. Gén*., 122: 133-150.

SIRE J.-Y. & MEUNIER F.J., 1993. - Ornementation superficielle et structure des plaques osseuses dermiques de quelques Siluriformes cuirassés (Poissons Téléostéens). *Ann. Sci. Nat., Zool*., 13e sér., 14: 101-123.

SIRE J.-Y., MEUNIER F.J. & BOUJARD T., 1993. - Etude de la croisance des plaques osseuses dermiques d'*Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae) à l'aide du marquage vital. *Cybium*, 17: 273-285.

WHITEAR M., 1986. - Dermis. *In*: Biology of the Integument. 2. Vertebrates (Bereiter-Hahn J., Matoltsy A.G. & K.S. Richards, eds), pp. 39-64. Berlin: Springer-Verlag.

ZYLBERBERG L., GÉRAUDIE J., MEUNIER F.J. & J.Y. SIRE, 1992. - Biomineralization in the integumental skeleton of the living lower Vertebrates. Vol. 4. *In*: Bone (B.K. Hall, ed.), pp. 171-224. CRC Press.

ZYLBERBERG L. & F.J. MEUNIER, 1981. - Evidence of denticles and attachment fibres in the superficial layer of scales in two fishes: *Carassius auratus* L. and *Cyprinus carpio* L. (Cyprinidae, Teleost). *J. Zool., Lond*., 195: 459-471.